1

EL COMPORTAMIENTO DE LAS POBLACIONES EN LAS COMUNIDADES

Por estar las comunidades constituidas por un conjunto variable de especies con mayor o menor grado de interrelación y con abundancia variable, desde comunes hasta raras, y dado que la mayoría de los estudios fitosociológicos se basan en la comparación de censos florísticos provenientes de muestras de las comunidades que se estudian, es importante conocer algunas de las características de la vegetación vinculadas al patrón espacial de las especies y a la distribución de frecuencias. Estas consideraciones intervienen en las decisiones acerca del muestreo y en la interpretación de los resultados.

PATRON ESPACIAL DE UNA ESPECIE

El patrón espacial de una especie se refiere a la distribución en el espacio de los individuos pertenecientes a dicha especie. Sin embargo, como el término "distribución" tiene un significado preciso en estadística --denota la forma en que se reparten en las clases posibles los valores de una determinada variable-- es preferible, siguiendo a Pielou,(126) utilizar el vocablo "patrón" para designar la organización o el ordenamiento espacial de los individuos. Así, las variables tienen una distribución dada y las especies tienen un patrón determinado.

Los individuos de una especie en una comunidad pueden hallarse ubicados al azar, o a intervalos regulares o agregados formando manchones. En el primer caso, su patrón es aleatorio; en el segundo, es regular y en el tercero, agregado.

En una zona ocupada por una especie con *patrón aleatorio*, cada punto del espacio tiene igual probabilidad de estar ocupado por un individuo de la especie considerada. Es decir, si se toman muestras de tamaño uniforme, ubicadas al azar en dicha área, la distribución del número de individuos por unidad muestral se conforma a una serie de Poisson, de modo que la varianza relativa (varianza/media) es igual a la unidad. Cuando los individuos se hallan agrupados en un *patrón agregado*, la varianza relativa es mayor que 1; es decir, la varianza del número de individuos por unidad de muestreo excede a la media. La varianza alta se debe a que los individuos se concentran en cantidades grandes en pocas unidades muestrales. En el *patrón regular*, la varianza relativa es menor que 1 porque los individuos se reparten más uniformemente de lo esperado en las unidades muestrales, lográndose una varianza menor que la media. Esto puede apreciarse en el ejemplo de la figura 1, que muestra los resultados en tres poblaciones con los tres patrones posibles.

La varianza relativa no puede usarse como criterio único para detectar el patrón, ya que su valor puede ser 1 cuando el patrón es agregado. Es decir, el patrón alestorio permite obtener una varianza relativa igual a la unidad, pero no siempre que la varianza relativa es igual a 1 el patrón es aleatorio. Se dispone de varias técnicas estadísticas para estudiar el patrón(54, 60, 126, 127, 129, 80) y la mayoría de ellas se basan en la comprobación de la hipótesis de

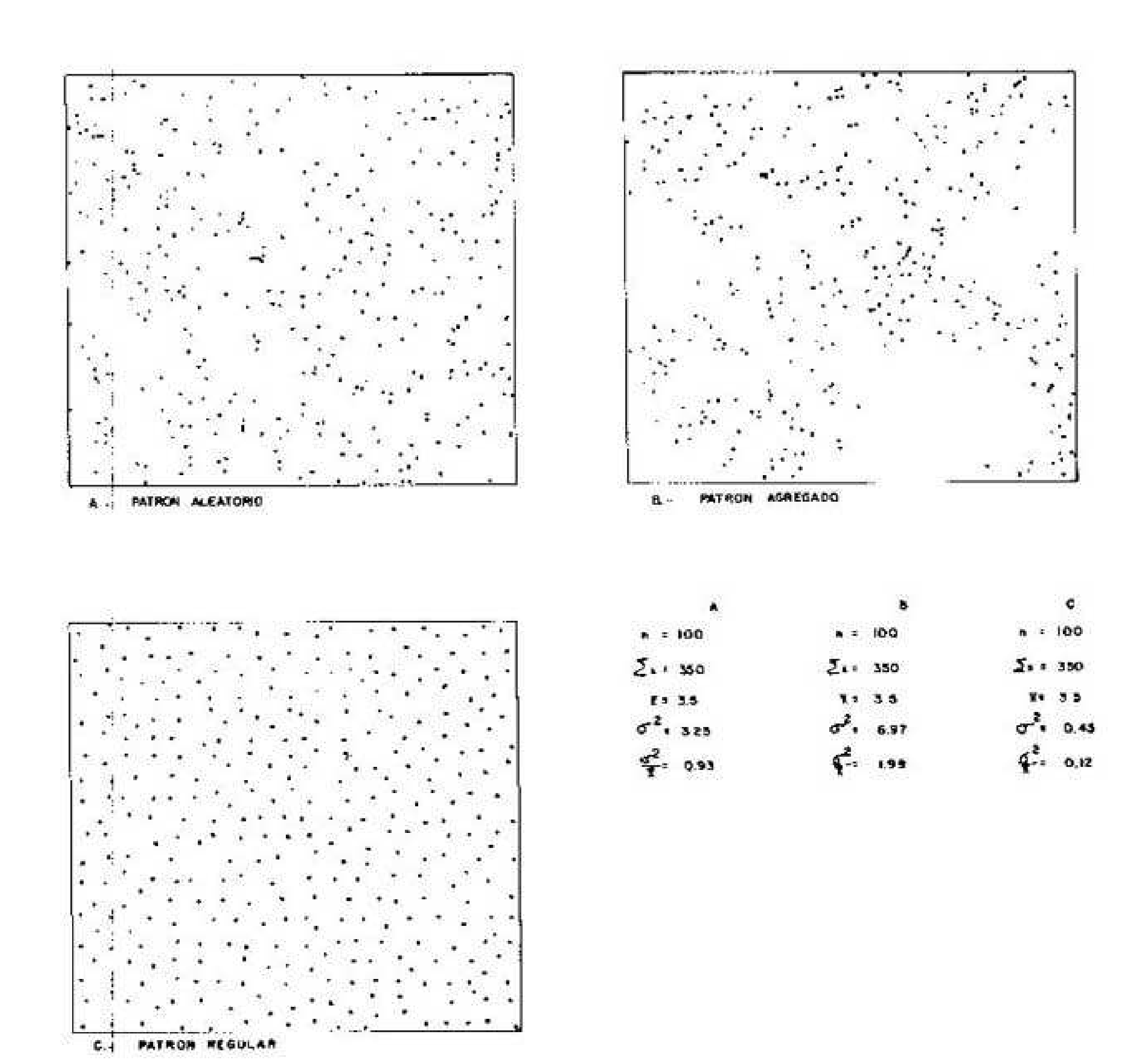


Fig. 1. Efecto del patrón espacial sobre la varianza relativa. El patrón aleatorio se obtuvo colocando los puntos en un sistema de coordenadas, de modo que la ubicación de cada uno de ellos está determinada por pares de valores extraídos de una tabla de números aleatorios. El patrón agregado se obtuvo colocando los primeros 50 puntos al azar y el resto (300) a partir de la tabla de números aleatorios, descartando aquellos que estuvieran a una distancia mayor de 10 unidades de cada uno de los 50 puntos originales ($\Sigma x = 350$). Se calcula el número promedio de individuos por cuadrado; el número de cuadrados es $n = 100$.

distribución de Poisson y el ajuste de los datos a otras distribuciones en caso de que el patrón no resulte aleatorio. Sin embargo, este tipo de ejercicio no tiene sentido a menos que exista una justificación biológica u operacional para ello. En estudios muy detallados de comunidades en zonas de poca extensión puede ser importante reconocer el tipo de patrón y sus características para detectar la homogeneidad y decidir el diseño del muestreo. En este caso existe una justificación operacional. En los estudios de población, la identificación de patrones ayuda a descubrir los mecanismos biológicos que contribuyen al ordenamiento espacial de los individuos. Sin embargo, la aplicación de las técnicas estadísticas, aun si se logra un ajuste con alguna

distribución, nada revela acerca de las causas del patrón. En el mejor de los casos, permite formular alguna hipótesis en este sentido, cuya comprobación requiere un nuevo conjunto de datos adecuados al propósito. En el caso del patrón agregado, la distribución estadística no permite estimar las variables que pueden ser útiles para la formulación de hipótesis acerca de los mecanismos de agregación, tales como densidad de los manchones, media y varianza del número de individuos por manchón y su variación en la dispersión centrípeta, a partir del centro del manchón.

En algunos estudios(4) se ha encontrado que para una misma población, el patrón puede ser distinto según se recurra a cobertura o a densidad para estimar la abundancia de la especie. Esto es comprensible si se tiene en cuenta que los factores que afectan la germinación y el establecimiento de los individuos y su supervivencia en la comunidad son distintos de los que influyen en el desarrollo de cada individuo y, por ende, en su cobertura.

El tipo de patrón detectado depende también del tamaño de la unidad muestral en relación con el tamaño y la separación de los manchones. Si la unidad muestral es más pequeña que los manchones y que la distancia entre éstos, los resultados reflejarán un patrón aleatorio. Si la unidad muestral es de tamaño aproximado al de los manchones, los resultados pondrán en evidencia el patrón agregado. Si la unidad muestral es de tamaño mayor que el de los manchones y que la distancia promedio entre los mismos, los resultados reflejarán el patrón espacial de los manchones.

El ajuste a una distribución Poisson supone que todos los sitios (hábitats) tienen propiedades idénticas, puesto que todos tienen igual probabilidad de ser ocupados por un individuo de la especie considerada. Es decir que el hábitat es uniforme en toda la zona del estudio y que los individuos son independientes. Es difícil imaginar un hábitat completamente uniforme en todas sus características, e incluso si así fuera, las especies mismas interactúan y crean patrones. Por ello, no sorprende que empíricamente se encuentre que el patrón aleatorio es menos frecuente en la naturaleza que el agregado, siendo el patrón regular el menos frecuente.

Las causas de agregación pueden ser diversas: variación en las condiciones del hábitat, método de dispersión de las especies, modificación local del ecotopo (hábitat + nicho) por otros individuos de la misma o de otra especie. En las poblaciones que se reproducen vegetativamente hay la tendencia a la formación de patrones agregados. En las plantas que se reproducen por semillas, si la dispersión es a corta distancia, también puede darse un patrón en manchones de los individuos más jóvenes, aunque luego debido a la eliminación por competencia intraespecífica, el patrón tienda a ser aleatorio o aun regular. A menudo una población de una comunidad madura presenta un patrón agregado; sin embargo, si se clasifican los individuos en clases de edades se advierte que sólo los más jóvenes se encuentran agregados, en tanto que los adultos forman patrones aleatorios o regulares.

La experiencia demuestra que a medida que la comunidad madura, su patrón (es decir, el de todos los individuos independientemente de la especie) tiende a hacerse aleatorio o regular. En el caso de colonización de una zona desnuda uniforme, el patrón es aleatorio en las primeras etapas, según la distribución de los propágulos. A medida que incrementa la densidad de los individuos, la tendencia es hacia la agregación de las plantas hijas alrededor de las madres. Cuando la competencia comienza a operar, la tendencia es nuevamente hacia un patrón aleatorio.

Una especie dominante con determinado patrón puede imponer un patrón igual o distinto a las otras especies, por modificación local del ecotopo. En ambientes de recursos limitados, cuando se saturan los sitios disponibles, hay tendencia hacia un patrón regular por competencia intraespecífica, o por autotoxicidad o inhibición biológica.

Si se desea conocer las causas del patrón agregado, que es el más frecuente, lo primero que hay que hacer en la investigación es determinar la escala y la intensidad del mismo. La escala se refiere al tamaño y espaciamiento de los manchones, y la detección de éstos depende del nivel de detalle con que se estudie el sistema. En muchas poblaciones vegetales, los individuos crecen agregados alrededor de la planta madre, y estos grupos aparecen a su vez formando un mosaico en el que manchones con elevada densidad de grupos alternan con manchones de baja densidad de grupos. En este tipo de diseño el patrón agregado se expresa a dos escalas. Los manchones grandes se detectan sólo si el tamaño de las unidades de muestreo es comparable al tamaño promedio de los manchones, y los grupos pequeños quedan en evidencia sólo si se procede con mayor detalle en el análisis.

Ya hemos señalado que el tipo de patrón obtenido en un estudio depende del tamaño de la unidad muestral empleada, de modo que si el tamaño de la unidad muestral es mucho mayor o mucho menor que el tamaño de los manchones las cantidades de valores intermedios, altos y bajos de abundancia son similares, y la varianza relativa es 1; si las unidades muestrales son de tamaño comparable al de los manchones habrá un exceso de valores altos y de valores bajos de la abundancia y la varianza relativa será mayor que 1. Es decir, la escala del patrón podría determinarse empleando unidades muestrales de distintos tamaños. Greig-Smith[65] ha diseñado una técnica que consiste en ubicar en la zona de estudio un retículo de cuadrados pequeños de igual tamaño y en contar el número de individuos en cada cuadrado. Luego, se combinan los datos provenientes de cuadrados contiguos, primero de a dos, luego de a cuatro, de a ocho, de a 16, etc. Para cada conjunto de datos (provenientes de bloques de 2 x 2; 2 x 4; 2 x 8, etc.) se calcula la varianza. Si los individuos tienen patrón aleatorio, la varianza relativa es igual a 1 para todos los tamaños de bloque. Si el patrón es agregado, la varianza aumenta hasta alcanzar un máximo cuando el tamaño de la unidad muestral es igual al tamaño de los manchones. Si se grafica la varianza en función de los tamaños de bloque, es posible detectar las distintas escalas de agregación porque aparece un pico o valor máximo de la varianza cada vez que el tamaño de bloque coincide con el tamaño promedio de los manchones.

El patrón agregado puede ser tal que los manchones de individuos de la especie considerada alternen con manchones en los cuales dicha especie está ausente, o que los manchones de alta densidad alternen con otros de densidad menor. En el primer caso, la intensidad del patrón es alta y en el segundo, baja. En el gráfico de varianza en función del tamaño del bloque la altura de los picos da una medida de la intensidad: cuanto más alto es el pico, mayor es la intensidad.

La escala y la intensidad del patrón de la especie permiten formular hipótesis acerca de las causas de la agregación. Si la escala del patrón de la especie coincide con aquella de un factor o conjunto de factores ambientales, podría postularse una relación causal entre la especie y el ambiente. La intensidad refleja el grado de control de los factores ecológicos operativos.

Otras técnicas de detección de la escala e intensidad del patrón emplean distintas medidas de abundancia (cobertura, frecuencia) o tran-

sectas en vez de retículos.[80, 65] Estos estudios son importantes en las investigaciones autoecológicas.

HOMOGENEIDAD

El problema del patrón está relacionado con el de la homogeneidad. En la mayoría de los estudios fitosociológicos, los investigadores toman la muestra en zonas seleccionadas subjetivamente basándose en la "homogeneidad" de la vegetación. En este contexto, el concepto de homogeneidad es intuitivo y debe serlo puesto que no existe una definición objetiva y precisa de "homogeneídad", a pesar de intentos por definirla y evaluarla.

Según Curtis y McIntosh,[35] una unidad de vegetación es homogénea cuando "la distribución (patrón) de las especies es tal que todas estarán representadas con la misma probabilidad en todas las partes de la zona estudiada en cada muestra (unidad muestral) de tamaño adecuado". Esta definición implica que todas las especies de la zona tienen un patrón espacial aleatorio; sin embargo, esto ocurre rara vez. Se podría interpretar esta definición de manera menos rigurosa. Por ejemplo, un patrón puede considerarse homogéneo siempre que la distancia entre individuos sea uniforme en toda la zona de estudio. También puede considerarse homogénea una zona ocupada por manchones de intensidad y escala uniformes y siempre que su patrón espacial sea aleatorio o regular.[60] Esta consideración está contemplada en la definición de Curtis y McIntosh,[35] en la condición de tomar una "muestra del tamaño adecuado". Esto significa que podría tomarse una unidad muestral lo bastante grande o pequeña para que el análisis de los datos refleje un patrón aleatorio. En otras palabras, la homogeneidad es un problema de escala, al igual que el patrón.

Hasta ahora hemos considerado la homogeneidad respecto al patrón espacial de las especies, es decir a una escala relativamente grande (con mucho detalle). Sólo cuando los manchones son grandes y el patrón de gran intensidad es posible detectar este tipo de heterogeneidad sin recurrir a una técnica estadística. Sin embargo, en la mayoría de los estudios fitosociológicos, sobre todo de zonas extensas, la homogeneidad a la cual se alude cambia de significado puesto que la escala es menor. En este caso, la homogeneidad se refiere a la composición florística general, a las características globales del hábitat, a la recurrencia de las fases (diferentes tipos de vegetación presentes en un mosaico. La fase puede consistir en una especie o en un grupo recurrente de especies o microcomunidad). En tal caso, los criterios de homogeneidad pueden ser, por ejemplo, el tipo de relieve, la fisonomía de la vegetación, las especies dominantes, etc., según el objetivo del estudio. Si se desea cartografiar el patrón espacial de las comunidades vegetales de una zona extensa, el investigador puede considerar conveniente ubicar las muestras en cada tipo de formación, utilizando la fisonomía como criterio de homogeneidad; si el objetivo es realizar un estudio fitosociológico del sotobosque de los pinares, el criterio de homogeneidad es la especie dominante del estrato superior. A algunas escalas, la homogeneidad no es visible, ni siquiera por un investigador experimentado, sin comprobación estadística; a otras escalas, la homogeneidad es factible de ser evaluada subjetivamente.

AREA MINIMA DE LA COMUNIDAD

El concepto de área mínima de la comunidad se relaciona simultáneamente con la homogeneidad florística y espacial. Surge del criterio de que para toda comunidad vegetal existe una superficie por debajo de la cual ella no puede expresarse como tal. Por lo tanto, para obtener una

unidad muestral representativa de una comunidad, es necesario conocer su área mínima de expresión.

Empíricamente se ha comprobado que si se registran las especies de una unidad muestral pequeña, su número es pequeño. A medida que se incrementa la superficie aumenta el número de especies, al comienzo bruscamente y luego cada vez con más lentitud y llega un momento en que el número de especies nuevas registradas en cada unidad muestral, sucesivamente mayor, es muy bajo o nulo (Tabla I, Fig. 2). Esta tendencia aparece reflejada en los gráficos de comunidades muy distintas en cuanto a homogeneidad, riqueza específica, tipo de patrones espaciales, etc.

Tabla I. Datos para la Estimación del Area Mínima*

Especies	Número Acumulativo de Especies	Unidad Muestral	
		Número	Tamaño (m^2)
Opuntia wentiana *Lippia origanoides* *Croton flavens* *Bastardia viscosa* *Cercidium praecox* *Opuntia caribaea* *Ritterocereus spp.* *Cnidoscolus urens*	8	1	4
Malpighia glabra *Bulnesia arborea* *Melocactus amoenus* *Ayapana squarrosa*	12	2	8
Bromelia humilis *Jacquinia aristata*	14	3	16
Acanthocereus pentagonus *Capparis linearis*	16	4	32
Bursera karsteniana *Lycium nodosum*	18	5	64
Pithecellobium dulce	19	6	128
	19	7	256

* Datos provenientes de un matorral ralo siempreverde espinoso de la zona semiárida del Estado Falcón, Venezuela.

El procedimiento más difundido para determinar el área mínima consiste en tomar una unidad muestral pequeña y en contar el número de

especies presentes en ésta. Luego se duplica la superficie extendiendo la unidad anterior y se cuenta el número de especies nuevas que aparecen en la unidad duplicada. Esta operación se repite hasta que el número de especies nuevas disminuye al mínimo. En la figura 3 se esquematiza este procedimiento. En seguida se grafica el número de especies en función de la superficie de la unidad de muestreo.

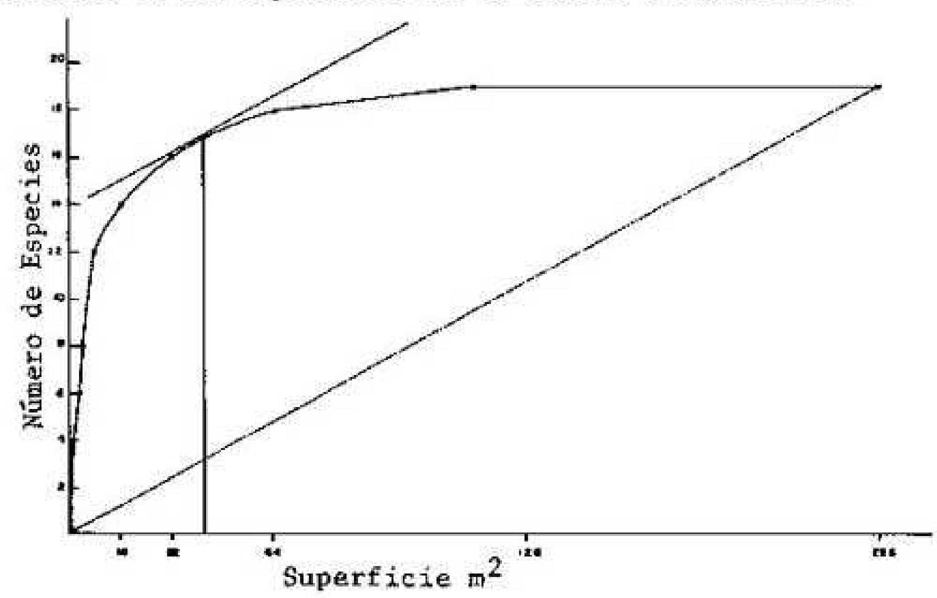


Fig. 2. Gráfico especies-área. Datos en la Tabla I; área mínima = 42,4 m^2. Explicación en el texto.

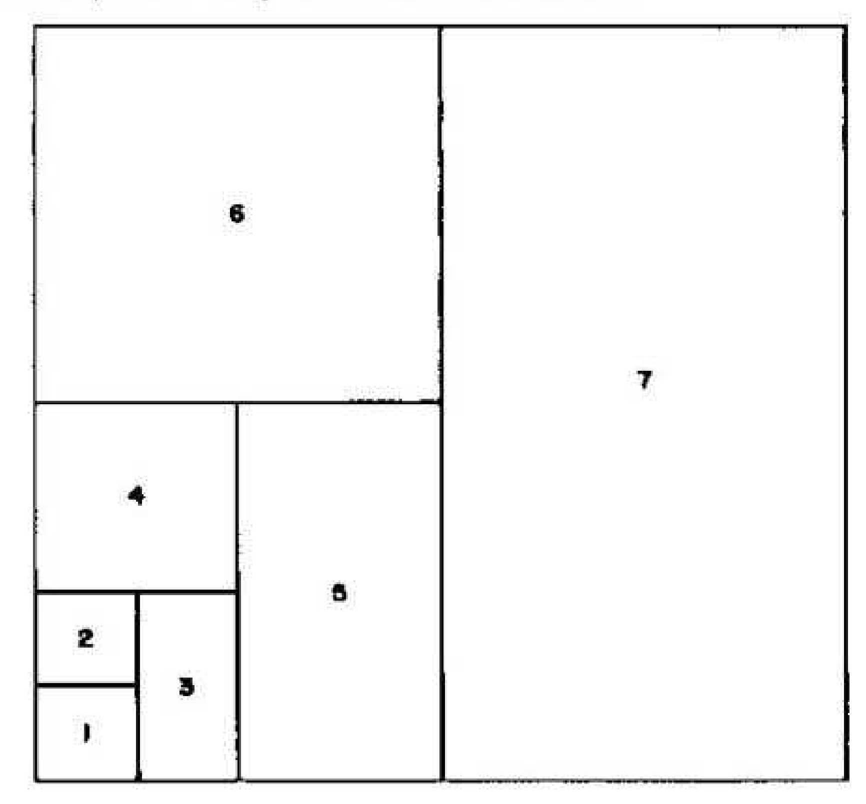


Fig. 3. Modelo de muestreo para la evaluación del área mínima. Explicación en el texto.

Mediante la aplicación de esta técnica se puede acumular errores porque el número de especies de cada unidad muestral no es independiente. Por ejemplo, si en el primer cuadrado se contó alguna especie no significativa, o no representativa de la comunidad, ella se seguirá te-

niendo en cuenta en las sucesivas duplicaciones, aunque no vuelva a aparecer. Otra técnica de muestreo para la obtención de la curva especies-área que permite obtener datos independientes consiste en ubicar, al azar, cuadrados de distintos tamaños y luego en contar las especies en cada cuadrado. También se puede colocar un retículo de cuadrados del mismo tamaño y registrar las especies de cada cuadrado. Mediante la agregación de cuadrados vecinos se obtienen incrementos sucesivos de superficie.[78] En este caso, los datos no son independientes.

El área mínima puede determinarse gráficamente, ya que se define como la superficie a la cual la curva ha alcanzado el plateau, o la superficie a la cual se logra el punto de inflexión de la curva. En nuestro ejemplo, el área mínima sería 42,4 m^2. Sin embargo, no siempre el punto de inflexión es tan marcado, sino que el número de especies sigue incrementando aun a valores muy altos de superficie. Resulta, pues, difícil determinar gráficamente el área mínima. Por otro lado, la relación entre las escalas empleadas en abscisas y ordenadas puede afectar el valor del área mínima estimada gráficamente. Estos hechos han estimulado el idear técnicas y procedimientos, tanto gráficos como numéricos, para estimar el valor que se busca.[25, 78]

Por ejemplo, Cain[108] propuso que se eligiera como área mínima aquella correspondiente a la proyección del punto de la curva en el cual la pendiente es igual a la relación número total de especies registradas/superficie del cuadrado mayor muestreado. El procedimiento para hallar dicho punto consiste en trazar una recta uniendo los extremos de la curva; trazar otra recta, paralela a la primera y tangencial a la curva y proyectar al eje x el punto de intersección tangencial; se obtiene así el valor del área mínima (Fig. 2). El área mínima elegida depende de la superficie del cuadrado de mayor tamaño muestreado. Cuando esta superficie es mucho mayor que la correspondiente al punto de inflexión, suele elegirse como área mínima una fracción del valor obtenido por el procedimiento explicado.

Otra manera de definir el área mínima, propuesta por DuRietz en 1921, se basa en las especies constantes.[148] Para el autor, especies constantes son aquellas cuyo porcentaje de constancia es superior a 90%. Si se evalúa la constancia de las especies a partir de cuadrados de distinto tamaño dentro de la muestra de la vegetación objeto de estudio, por encima de un tamaño dado, ciertas especies exhiben una constancia por encima del 90% y al incrementar el tamaño del cuadrado no se aumenta el número de estas especies.

Mencionaremos otras definiciones de área mínima. Moravec[107] la define como aquel área por encima de la cual los índices de homogeneidad y similitud se mantienen relativamente constantes. Para ello, calcula estos índices entre unidades del mismo tamaño y representa gráficamente los valores de los índices en función de los tamaños de las unidades muestrales. Al comienzo, los índices se incrementan rápidamente, pero luego alcanzan un valor alrededor del cual fluctúan o aun disminuyen con incrementos sucesivos del tamaño de la unidad muestral. Goodall[58] define el área mínima como la unidad muestral más pequeña para la cual las diferencias esperadas (varianzas) entre réplicas son independientes de la distancia entre ellas.

El concepto de área mínima plantea un problema que va más allá del examen de los procedimientos empleados para estimarla. Como propiedad de la comunidad, dicho concepto sería válido sólo si el segmento de vegetación estudiado fuese homogéneo. Tal como se ha señalado en los párrafos anteriores, los patrones agregados son más comunes que los aleatorios. Por lo tanto, el concepto y la estimación del área mínima

no tienen significación en la caracterización de la comunidad. Sólo tienen utilidad desde el punto de vista operacional, porque permiten una estimación del área por debajo de la cual no tendría sentido analizar datos de la vegetación en un estudio fitosociológico. La decisión final acerca del área mínima depende del juicio subjetivo del investigador. En última instancia, se trata de evaluar si se justifica invertir más tiempo y esfuerzo para lograr determinado incremento de la información.

DISTRIBUCION DE LA ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

La cantidad de individuos de cada especie en una comunidad varía desde las especies comunes (muy abundantes) hasta las especies raras. Este hecho ha llevado a investigar la relación entre el número de individuos por especie y el número de especies para distintas comunidades. Empíricamente se ha observado que en la mayoría de las comunidades hay muchas especies representadas por pocos individuos, y las especies con números crecientes de individuos son progresivamente menos numerosas (Fig. 5).

A partir de observaciones análogas, Raunkiaer (1918,[65]) dedujo la "Ley de las Frecuencias", la cual establece que si el número total de las especies de una comunidad se divide en cinco clases de frecuencia de igual tamaño: A=0 a 20%; B=21 a 40%; C=41 a 60%; D=61 a 80%; E=81 a 100%, se cumple que $A > B > C \gtreqless D < E$, tal como se muestra en la figura 4. Raunkiaer pensaba que el dato de frecuencia de una especie, estimado como porcentaje de unidades muestrales que contenían la especie considerada, daba una medida de su abundancia. Esto sólo se cumple si el patrón de la especie es aleatorio.

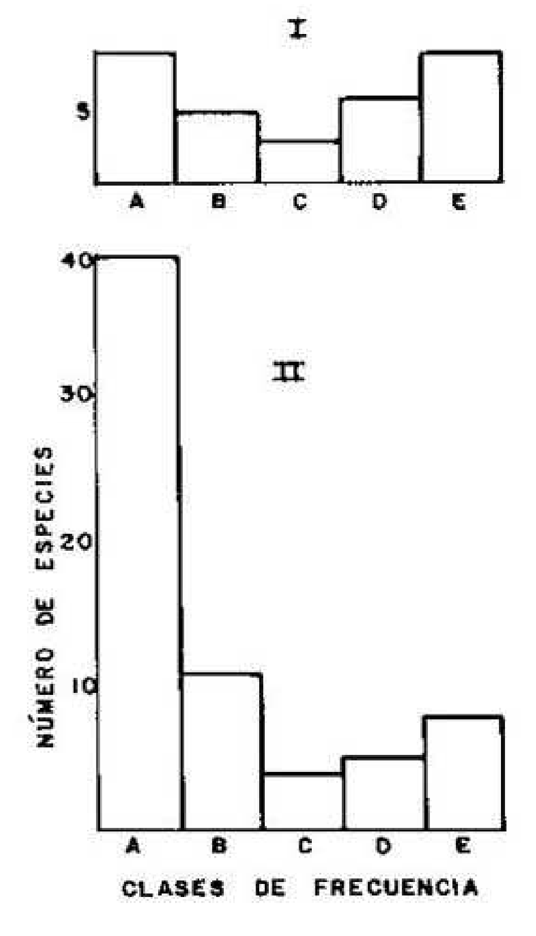


Fig. 4. Ley de las Frecuencias de Raunkiaer. Gráfico del número de especies en cada intervalo de las frecuencias, expresado en porcentaje del total. Datos correspondientes a dos comunidades del Estado Falcón, Venezuela: I. Comunidad xerofítica; II. bosque nublado. Se consideraron sólo las especies vasculares superiores.

Se ha comprobado empíricamente que la "Ley de las Frecuencias" de Raunkiaer se cumple en la mayoría de los casos, aunque la forma de la curva depende de la abundancia relativa de las especies, de los patrones espaciales y de los métodos de muestreo. El incremento de la clase E se debe a que este intervalo de frecuencias incluye un intervalo de densidades mucho mayor que el resto de las clases en conjunto y, por lo tanto, se incrementa la probabilidad de que aparezcan más especies en esta clase.[65] Es decir, esta parte de la curva es en realidad un artificio y se espera que el número de especies más comunes (con muchos individuos) sea menor.

La distribución de las frecuencias del número de individuos, es decir la proporción de especies representadas por x individuos (Fig. 5), se ajusta a una distribución de Poisson compuesta, siempre que las especies presenten un patrón aleatorio y que los datos provengan de unidades muestrales ubicadas al azar. Pielou[126, 128, 129] explica los modelos, pertenecientes a la familia de las curvas Poisson compuestas, utilizados para ajustar los datos observados de abundancia de las especies.

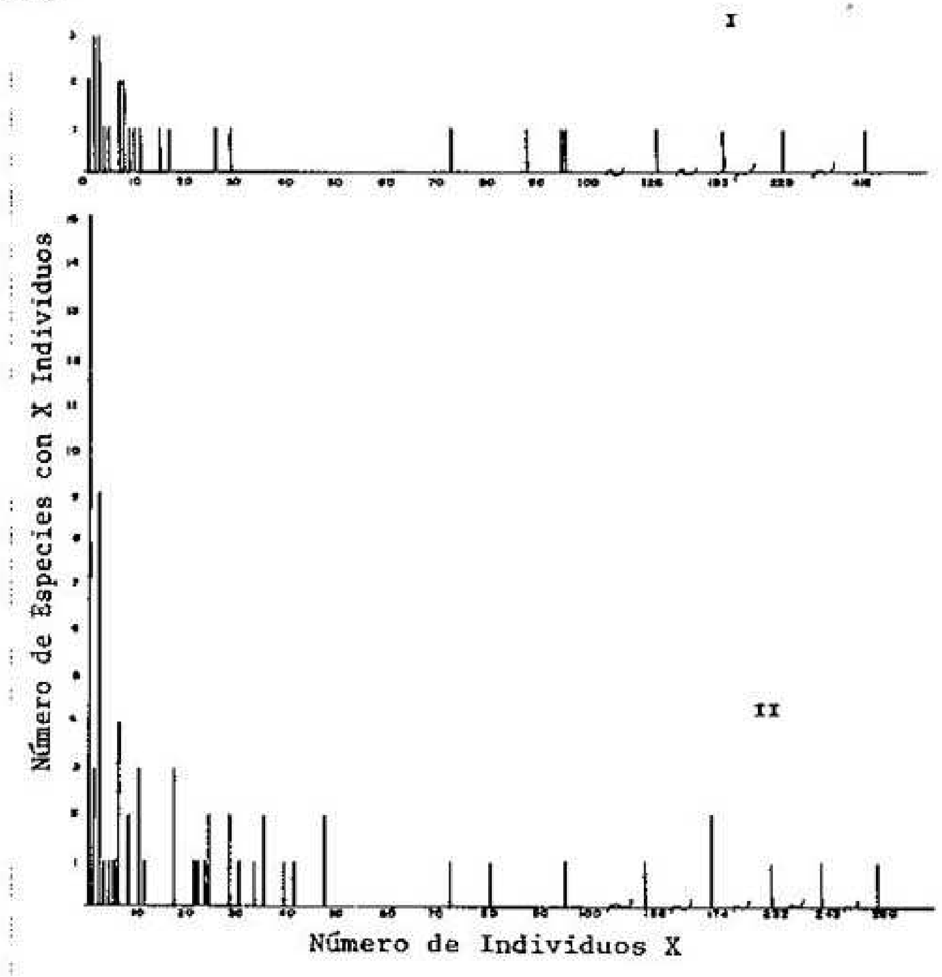


Fig. 5. Gráfico de frecuencias de la abundancia de las especies. Número de especies con x individuos en las dos comunidades de la figura 4. Comunidad I: 29 especies y 1466 individuos; comunidad II: 68 especies y 1979 individuos.

Se han hecho numerosos intentos para deducir matemáticamente las relaciones especies-abundancia a partir de las curvas especies-área.[126, 54] Sin embargo, las restricciones que impone la prueba

de hipótesis no se cumplen en la naturaleza. Para determinar esa relación es necesario que la distribución de las frecuencias del número de individuos por especie sea logarítmica, lo cual supone que los manchones son pequeños, equivalentes a unidades vegetales, y que ellos muestran un patrón aleatorio, o que todas las especies tienen un patrón espacial aleatorio. Aun cuando fuese posible ajustar los datos a modelos matemáticos, falta encontrar la explicación biológica o ecológica del modelo probado. Hasta el presente esto no se ha logrado.[128] Sin embargo, el interés por ajustar los datos empíricos a modelos matemáticos se justifica para poder llegar a generalizaciones y encontrar hechos que se repiten muchas veces, con el fin de avanzar en el conocimiento de la teoría ecológica.

RESPUESTAS DE LAS ESPECIES A LOS FACTORES AMBIENTALES

Ramensky en 1924[142, 1] y Gleason en 1926[108] propusieron independientemente el principio de la individualidad de las especies (*hipótesis individualista*), que establece que cada especie se distribuye conforme a sus características genéticas, fisiológicas y poblacionales y a su manera de relacionarse con los factores ambientales, incluyendo en ellos a las otras especies; por lo tanto en una zona dada no hay dos especies con la misma distribución a lo largo de un gradiente ambiental. En otras palabras, cada especie tiene un intervalo de tolerancia propio con respecto a los factores ambientales; sin embargo, los límites de tolerancia de la especie no son bruscos, sino que la población tiene un centro u óptimo, a partir del cual su abundancia disminuye hacia ambos extremos del gradiente del factor ambiental. Cada especie difiere en la forma y en el tamaño de la curva de respuesta. Cuando la especie crece sola, en condiciones de monocultivo, la población expresa su *óptimo de desarrollo fisiológico*, es decir, su abundancia (expresada en número de individuos, producción de materia orgánica, etc.) es máxima en aquel punto del gradiente en el cual la cantidad o la calidad del factor considerado es óptimo para el crecimiento de dicha especie. En presencia de otras especies, el óptimo fisiológico suele ser desplazado como consecuencia de la competencia interespecífica. Por lo tanto, el *óptimo de distribución ecológica*, que refleja la capacidad de supervivencia de la especie ante la competencia, no coincide con el óptimo fisiológico, y la forma y tamaño de la curva pueden variar para la misma especie según la capacidad competitiva relativa de las especies que crecen juntas. En estudios de la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales, realizados en plantas[164, 36, 22, 34, 175] y en animales[124, 163] se ha observado que la forma generalizada de la curva de respuesta es gaussiana, o de campana. En algunas especies la distribución es más amplia; en otras es bimodal.

En la figura 6a se representa la respuesta de una población al gradiente de un factor ambiental. Si se consideran dos factores ambientales que influyen en una población, se obtiene una superficie de respuesta (Fig. 6b), dada por la intersección de los intervalos de tolerancia a ambos gradientes. Si se consideran más de dos factores ambientales, cada uno representado por un eje, se obtiene un espacio-hábitat multidimensional; la respuesta de la especie puede concebirse como una nube con un centro de abundancia máxima, la cual disminuye gradualmente en todas direcciones, es decir, hacia los extremos de todos los ejes (Fig. 6c).

Para el caso unidimensional, es decir de respuesta de la población a un gradiente, se puede estimar el ancho relativo del hábitat de las distintas especies como dispersiones de cada población hacia los lados de la moda o centro, recurriendo al cálculo de la desviación están-

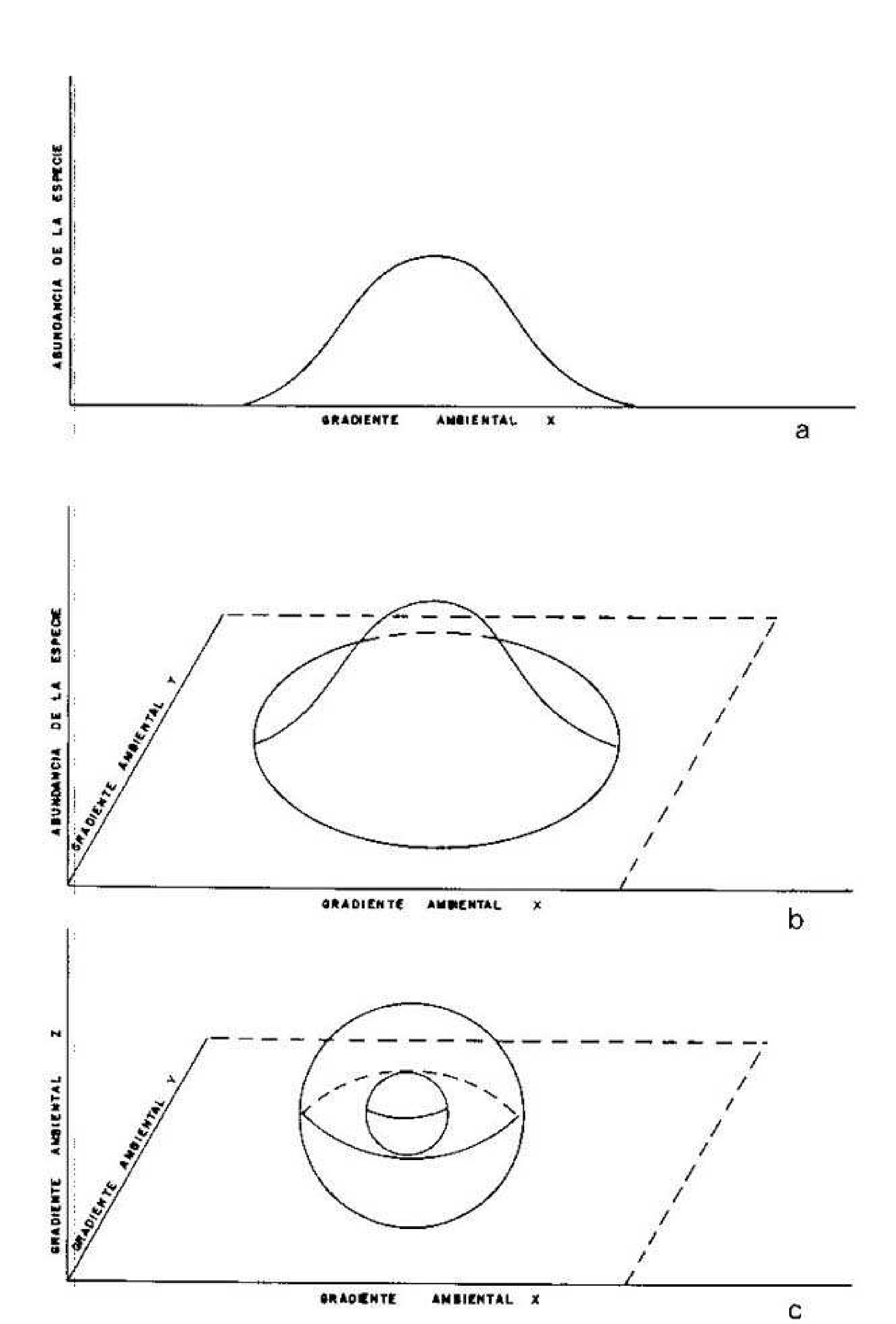


Fig. 6. Gráficos de respuesta de una población específica a gradientes de factores ambientales. 6a: Curva de respuesta a un factor ambiental; 6b: superficie de respuesta en un plano (dos gradientes); 6c: esfera de respuesta en un espacio tridimensional (tres gradientes).

dar,[100] si se acepta que la curva de respuesta es gaussiana. Sin embargo, según otros autores,[6, 8] las formas gaussianas son las menos comunes y proponen un modelo de respuesta aproximado a una curva cuadrática.

Ambos modelos (curva gaussiana y curva cuadrática) son aproximaciones. En la naturaleza, los estudios de la distribución de la abundancia de las especies a lo largo de gradientes ambientales han demostrado que las curvas pueden ser en forma de campana, en forma parabólica, a menudo asimétricas, con picos más o menos agudos, a veces poco desarrolladas o muy amplias. Sin embargo, es importante reconocer que las respuestas son no lineales y no monotónicas en los intervalos de gradientes ambientales que normalmente se abarcan en los estudios de vegetación.

El gradiente ambiental considerado puede ser de recurso (intensidad de la luz, nutrientes, etc.) o de condiciones de hábitat (pH, topografía, altitud, etc.). En cualquier caso, las especies evolucionan en una comunidad para ocupar distintas posiciones en el gradiente y de este modo disminuye la competencia entre ellas.[169] Es raro encontrar dos especies con preferencias parecidas que se excluyan completamente en los límites de sus intervalos de distribución; en general, las poblaciones se superponen en sus extremos y en una comunidad representada a lo largo de un gradiente ambiental, las especies forman cenoclines (gradiente de comunidad: la composición específica cambia gradualmente de un extremo a otro del gradiente).[177]

En consecuencia, en un ecosistema en estado estable cada población ocupa un sitio en el gradiente de recursos y la competencia ya no se manifiesta por el desplazamiento de una especie por otra, sino que la habilidad competitiva depende de la capacidad de reproducción para mantenerse en el sitio ya ganado. Hay otro aspecto interesante: en un ecosistema clímax no existe "espacio vacío"; es decir, todos los sitios están ocupados hasta colmarse la capacidad de carga del sistema y el sitio queda disponible sólo cuando un individuo muere. Si se aceptan estas dos afirmaciones, que no son más que hipótesis de la Teoría del Equilibrio Biológico,[94] el patrón de los individuos debe ser aleatorio, aunque el patrón de las especies sea agregado.

2

MUESTREO

En la mayoría de los estudios de la vegetación no es operativo enumerar y medir todos los individuos de la comunidad, por ello hay que realizar muestreos de la misma y estimar el valor de los parámetros de la población. Aunque fuera posible localizar y medir todas las unidades de población, en cuyo caso se obtendría el valor del parámetro y no su estimación, la información obtenida no sería más útil ni más significativa que la derivada de un muestreo adecuado.

Procede formular algunas definiciones. La población es, en este caso, un conjunto de observaciones cuantitativas o cualitativas. En estudios de la vegetación, la población puede estar formada por unidades de vegetación, por individuos vegetales de la misma especie, por individuos vegetales de la misma forma de vida, etc. Es necesario definir claramente y sin ambigüedad la población, al igual que los caracteres u observaciones que interese identificar. Una unidad de población es una observación, simple o múltiple, de una o varias de sus características. Por ejemplo, si la población está formada por un conjunto de unidades de vegetación, cada una de ellas representada en un censo florístico, la unidad de población es la unidad de vegetación o censo, el cual constituye una observación múltiple de varias características, que son las especies. La abundancia o presencia de una especie dada en un censo determinado constituye una observación simple. Un subconjunto de la población es una muestra de la misma. Variables son los valores que asumen las observaciones cuantitativas; en nuestro ejemplo, la abundancia de cada especie en cada censo. Parámetro es un número que describe un determinado aspecto de una población; su valor es constante. Tal como se ha señalado en el párrafo anterior, en los estudios de vegetación es necesario estimar el valor de los parámetros de la población a partir de la medición de variables en una muestra de la población, formada por un subconjunto de unidades de población. Una unidad de muestreo es una unidad de población; es la unidad básica en la cual se realizan las mediciones u observaciones de los caracteres de la vegetación.

Cada unidad muestral permite obtener una medida de la variable considerada (x_i), y del conjunto de las unidades muestrales (n) de una muestra se calcula la estimación de la media de la variable medida:

$$\bar{x} = \left(\sum_{i=1}^{n} x_i \right) / n.$$

A partir de estos datos es posible calcular la desviación estándar de la muestra, es decir:

$$S = \sqrt{\left\{ \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2 \right\} / (n-1)},$$

que mide la desviación promedio de cada medición respecto de la media aritmética; es una estimación de la precisión de la media. Si la muestra es probabilística, o sea si cada unidad de población tiene

igual probabilidad de ser incluida en la muestra, la S es necesaria para comparar objetivamente las medias provenientes de poblaciones distintas.

En los estudios fitosociológicos se comparan comunidades, es decir varias poblaciones estadísticas. De cada comunidad se toma una muestra, formada por un conjunto de unidades muestrales a partir de las cuales se obtienen las variables que serán objeto de comparación.

En todo muestreo hay que realizar una serie de etapas o pasos para poder adoptar decisiones referentes a la selección de alternativas posibles. Los pasos son: a) selección de la zona de estudio; b) determinación del método para situar las unidades de muestreo; c) selección del tamaño de la muestra, es decir, del número de unidades muestrales y d) determinación del tamaño y la forma de la unidad muestral.

SELECCION Y DELIMITACION DE LA ZONA DE ESTUDIO

Este primer paso es necesariamente subjetivo y depende del objetivo del estudio; es imposible hacer una selección objetiva antes de haber tomado muestras y hecho mediciones. Los criterios para seleccionar y delimitar la zona varían desde los de índole administrativa (cuando hay que estudiar la vegetación de un país, una provincia o cualquier otro territorio con límites administrativos) hasta los de carácter ambiental (topográficos, climáticos, geográficos, etc.) o vegetacionales. Cualquiera que sea el criterio de selección debe expresarse claramente, puesto que los resultados y conclusiones sólo serán aplicables a la zona delimitada. Es decir, si se requiere estudiar la vegetación de los valles intermontanos de una región, el muestreo se restringirá a esta situación topográfica y los resultados y conclusiones no podrán extenderse a otras topografías, aun cuando la composición específica parezca similar.

METODO PARA SITUAR LA MUESTRA Y LAS UNIDADES MUESTRALES

La selección del método para situar la muestra y las unidades muestrales se refiere al patrón espacial que ellas tendrán una vez ubicadas en la zona de estudio. El patrón espacial puede ser preferencial, aleatorio, sistemático o aleatorio restringido.

En el *muestreo preferencial*, la muestra o las unidades muestrales se sitúan en unidades consideradas típicas o representativas sobre la base de criterios subjetivos. Este tipo de muestreo se basa en suposiciones *a priori* acerca de las propiedades de la vegetación; requiere investigadores con experiencia en la zona de estudio y como el modelo no está claramente definido, es imposible evaluar el intervalo de confianza de los datos obtenidos. Este muestreo se llama comúnmente representativo, término poco feliz porque desde el punto de vista estadístico esta muestra es no representativa.

En algunos sistemas de clasificación, que se examinarán más adelante, se utiliza este muestreo para la ubicación de las unidades muestrales, las cuales posteriormente se comparan entre sí mediante técnicas no formales. Sin embargo, parecería lógico suponer que en un estudio de esta naturaleza, la clasificación obtenida se referirá a las muestras y no a la vegetación. Cuando los datos provienen de unidades muestrales situadas conforme a este criterio, las variables obtenidas no pueden considerarse estimaciones no sesgadas y no se prestan a interpretaciones estadísticas; por ello, esta técnica no es adecuada en un enfoque formal. Cabe destacar que la mayoría de los conceptos prevalecientes acerca de los aspectos básicos de la fitosociología provienen de estudios realizados con este modelo de muestreo.(121)

En algunos estudios de vegetación, especialmente de zonas extensas, la ubicación de las muestras es preferencial, y dentro de cada muestra, las unidades muestrales se sitúan según un patrón aleatorio, sistemático, o aleatorio restringido. En este caso, las variables obtenidas para cada muestra admiten tratamiento estadístico, y cada una de ellas representa una población distinta que puede compararse con las demás.

Los investigadores de la Tradición de Wisconsin emplean un modelo de muestreo preferencial, en el cual las muestras se sitúan conforme a uno de tres criterios: a) a intervalos fijos a lo largo de un gradiente vegetacional o ambiental, reconocido subjetivamente; b) en los paisajes intervenidos, las muestras se ubican en unidades de vegetación homogéneas, relativamente poco intervenidas y suficientemente grandes para producir una muestra útil, y c) en zonas de variación ambiental compleja, las muestras se toman a intervalos frecuentes pero no especificados, a medida que el investigador encuentra nuevas combinaciones específicas y ambientes distintos. En cada sitio de muestra se reúnen datos de un número variable de unidades muestrales que, luego, se promedian para obtener las variables de las muestras.(171)

Un caso particular de muestreo preferencial es el *muestreo estratificado*, que se emplea en zonas extensas heterogéneas. Ante todo, hay que estratificar la zona, es decir subdividirla en unidades, estratos o compartimientos homogéneos conforme a algún criterio vegetacional (especies dominantes, fisonomía, etc.), geográfico, topográfico, etc. Luego se muestrea cada estrato separadamente, utilizando cualquiera de los modelos mencionados. Con esta técnica se disminuye la variabilidad (desviación estándar) de los datos con respecto a aquellos de toda la zona heterogénea sin estratificar. Cualquiera que sea el criterio de estratificación, en el análisis posterior los estratos no pueden ser comparados atendiendo al criterio según el cual fueron delimitados, ya que ello implicaría un razonamiento circular. En las últimas décadas, se recurre con frecuencia a la fotointerpretación para estratificar la zona de estudio, lo que permite subdividirla en unidades homogéneas en cuanto a relieve, topografía y estructura de la vegetación.

El caso particular en el que en cada estrato se ubica una unidad muestral no aleatoria equivaldría a un muestreo preferencial. Cuando se recurre a la estratificación antes de un muestreo aleatorio, se incrementa la precisión de las estimaciones con respecto al muestreo aleatorio de la zona sin estratificar. Además es posible adecuar el tamaño de la muestra a la superficie ocupada por cada estrato. Si las superficies son muy distintas, un muestreo aleatorio sin estratificación produce sobremuestreo de los estratos pequeños y submuestreo de los estratos más grandes.

El *muestreo aleatorio* consiste en ubicar las muestras o unidades muestrales al azar. En este caso, cada unidad de población tiene igual probabilidad de formar parte de la muestra, la que resulta óptimamente representativa. Este modelo permite obtener el valor promedio de las variables consideradas y estimar la precisión de este promedio (desviación estándar de la muestra). La estimación de la precisión es deseable para el estudio de una población e imprescindible para comparar objetivamente dos poblaciones, ya que la diferencia entre las medias de dos poblaciones puede ser considerable y, sin embargo, no ser significativa debido al gran error de muestreo.

Una muestra aleatoria se puede obtener por distintos procedimientos. En un mapa de la zona se colocan puntos al azar sobre un sistema de coordenadas, tomando los valores de una tabla de números aleatorios. Esta técnica es útil para ubicar muestras en una región, o en

una zona extensa, pero es poco práctica para ubicar unidades muestrales en una zona pequeña, porque es difícil encontrar los puntos seleccionados en el campo con la exactitud que requiere la escala del muestreo. Otra técnica consiste en elegir un punto al azar en el campo, a partir del cual se camina una distancia cuya longitud se ha escogido al azar y en una dirección también escogida al azar; en el punto de destino se toman los datos y a partir de allí se repite el procedimiento. Este procedimiento resulta largo y tedioso, hay que caminar mucho y se puede dañar el ecosistema. Una modificación de la primera técnica soluciona los inconvenientes. En un mapa se sitúan los puntos al azar, como en el primer caso; luego, se miden las distancias entre los puntos y se traza la trayectoria más corta entre ellos. Con la ayuda de una brújula se sigue la trayectoria en el campo y se toma la muestra en cada punto secuencialmente.(88) Queda descalificada por completo la técnica de ubicar unidades muestrales arrojándolas con los ojos cerrados, o por encima del hombro, ya que se ha comprobado que la muestra así obtenida no es aleatoria.(65)

El modelo aleatorio de muestreo presenta varios inconvenientes. En zonas heterogéneas el error de muestreo es considerable; algunas porciones de la zona pueden resultar subrepresentadas; algunas unidades de muestreo pueden caer en sitios inaccesibles, o muy deteriorados o muy heterogéneos. Por ello, este modelo ha sido descartado para el estudio de zonas extensas. Es adecuado para superficies pequeñas y cuando se desea obtener información global acerca de las variables consideradas, ya que con esta técnica no se pueden detectar variaciones dentro de la zona de estudio, puesto que todos los datos se promedian.

El *muestreo sistemático*, que consiste en ubicar las muestras o unidades muestrales en un patrón regular en toda la zona de estudio, permite detectar variaciones espaciales en la comunidad. Sin embargo, no se puede obtener una estimación exacta de la precisión de la media de la variable considerada, y al comparar dos poblaciones tampoco se puede evaluar la significación de las diferencias entre las medias de ambas. Este modelo es preferido no sólo porque permite detectar variaciones, sino también por su aplicación más sencilla en el campo; y según el patrón espacial de los individuos da una mejor estimación que el muestreo aleatorio.

El muestreo sistemático puede realizarse colocando en el terreno un retículo o red cuadriculada. Si la zona a estudiar es muy extensa, el primer punto se ubica al azar, y a partir de allí se camina un número uniforme de pasos para efectuar cada medición en los ángulos de un retículo imaginario. Este modelo de muestreo tiene el inconveniente que es cerrado; es decir una vez planificado no es posible agregar un número cualquiera de unidades muestrales; si es necesario incrementar el número de unidades ello debe hacerse en razón exponencial. En un patrón aleatorio, una vez realizado el muestreo básico es posible agregar cualquier número de unidades muestrales siempre que esto se haga al azar; en otras palabras, el modelo es abierto. A veces, el grado de variación en algunas porciones de la zona muestreada sistemáticamente es mayor que en otras y habría que muestrearlas con mayor intensidad. Para resolver este problema sin perder objetividad, se han creado modelos de muestreo en los que, en primer lugar, se ubica un esqueleto de unidades muestrales dispuestas regularmente y dentro de él se sitúan, según un patrón sistemático, unidades muestrales adicionales en números proporcionales a la variación medida entre las unidades del esqueleto. De este modo, la intensidad del muestreo se adapta al grado de variación florística.(140) Este modelo es más complejo y lleva más tiempo porque comprende dos etapas y requiere dos salidas de campo. Primero, se analizan los datos obtenidos de las unidades muestrales del esquele-

to para determinar la heterogeneidad interna (heterogeneidad de cada par de unidades vecinas con respecto a la heterogeneidad del conjunto) y luego se ubican las muestras adicionales sistemáticamente en proporción a la heterogeneidad interna. Una simplificación de este modelo consiste en aplicar algún criterio de heterogeneidad externa para comparar la heterogeneidad entre cada par vecino. Así, es posible determinar el número de unidades muestrales intermedias y tomar los datos adicionales a medida que se muestrea el esqueleto.[88]

El modelo de *muestreo aleatorio restringido* tiene algunas de las bondades de los patrones aleatorio y sistemático. Consiste en dividir la zona de estudio en bloques de igual tamaño y de forma igual o distinta y ubicar en cada bloque un número igual de unidades muestrales al azar. Con este patrón espacial se puede estimar el error del muestreo y utilizar la varianza observada para verificar la significación de la diferencia de las medias entre muestras, ya que cada punto de la zona tiene igual probabilidad de estar representado en la muestra. Este modelo tiene la ventaja principal de que la subdivisión de la zona permite detectar variaciones espaciales, porque los datos de cada bloque pueden promediarse por separado. Si el tamaño de los bloques es de escala distinta a la de la variabilidad dentro de la zona, no se perderá precisión. Otra ventaja es que si se detectan subconjuntos homogéneos de bloques, los datos de cada subconjunto pueden reunirse y ser comparados entre sí. Aunque este muestreo es más complejo que el de tipo sistemático, su aplicación en el campo es más sencilla que la de un muestreo aleatorio simple.

Algunos de los modelos de muestreo presentados son más rigurosos que otros. Su selección depende del nivel de detalle que exija el estudio, lo que guarda relación con el objetivo del mismo y con los métodos y técnicas que se emplearán en el análisis posterior. Los criterios empleados para el estudio de zonas extensas suelen ser menos rigurosos, por razones obvias, que los usados para el de unas pocas hectáreas.

En la literatura se presentan muchas combinaciones de las alternativas posibles para cada paso del procedimiento de muestreo. Por ejemplo, en 15 trabajos de la bibliografía tomados al azar, se encontraron los diseños indicados en la Tabla II.

En el capítulo sobre las variables y los métodos para evaluarlas se considerarán aspectos especiales del muestreo relacionados con cada una de ellas.

TAMAÑO DE LA MUESTRA

Cuanto mayor sea el número de unidades muestrales, más precisa será la estimación de la variable considerada. Sin embargo, dado el gran costo del muestreo (especialmente en tiempo y esfuerzo) es necesario llegar a un compromiso tal que el esfuerzo invertido sea equiparable a la cantidad y a la calidad de la información recuperada.

Se pueden aplicar varios criterios para decidir el tamaño de la muestra. En algunos estudios se ha utilizado la relación entre la superficie muestreada y la superficie total, escogiéndose como tamaño de muestra un porcentaje de la superficie total. Este criterio es totalmente subjetivo y la exactitud de las mediciones variará de acuerdo con el patrón espacial de la variable considerada.

En estudios que requieren mayor rigurosidad estadística, se exige determinado nivel de precisión de la media. Si los datos obtenidos se

Tabla II. Ejemplos de Modelos de Muestreo

Criterio de Selección del Area de Estudio	Criterio de Estratificación	Ubicación de la Muestra	Ubicación de la Unidad Muestral	Bibliografía
historia y topografía	---	aleatorio	aleatorio	Curtis y McIntosh(36)
vegetacional	---	preferencial	aleatorio	Brown y Curtis(22)
administrativo	---	aleatorio restringido	sistemático	Anderson(3)
vegetacional	---	preferencial	preferencial	Webb y colaboradores(160)
---	vegetacional	---	aleatorio	Grigal y Goldstein(67)
vegetacional	vegetacional	sistemático	aleatorio	Niernatowicz(109)
vegetacional	vegetacional	sistemático	preferencial	Hall y Swaine(70)
histórico y vegetacional	---	---	sistemático	Blair y Brunett(18)
administrativo y vegetacional	---	aleatorio	aleatorio	Peet y Loucks(123)
vegetacional	---	---	preferencial	Sprangers y Balasubramanian(145)
gradiente topográfico	---	sistemático	sistemático	Robertson y col.(134)
gradiente topográfico	---	sistemático	sistemático	Robertson(133)
historia	---	---	aleatorio	Hall y Okali(69)
administrativo	geológico y topográfico	sistemático	aleatorio	Brush y col.(24)
vegetacional	---	preferencial	aleatorio y aleatorio restringido	LaRoi y Hnatiuk(92)

ajustan a una serie de Poisson, es posible predecir el número de unidades muestrales necesarias para lograr determinado nivel de precisión. Sin embargo, esta posibilidad rige sólo para la densidad (número de individuos por unidad de área) siempre que el patrón espacial de los mismos sea aleatorio, situación poco frecuente para una especie en una comunidad.

Un criterio más sencillo se basa en el grado de fluctuación de la media de subconjuntos de unidades de muestreo. Se calcula la media para subconjuntos de número creciente de unidades muestrales, acumulando para cada subconjunto los datos de los subconjuntos previos. Se grafica la media de la variable considerada de los subconjuntos en función del número de unidades muestrales en cada uno de ellos. Con pocas unidades muestrales, la media fluctúa ampliamente; a medida que aumenta el número de unidades muestrales el valor de la media se estabiliza (Fig. 7). Se puede elegir como tamaño de la muestra el número de unidades muestrales al cual el valor de la media ha minimizado la amplitud de oscilación. Sin embargo, esta decisión es subjetiva y da sólo una indicación aproximada del tamaño de muestra adecuado.

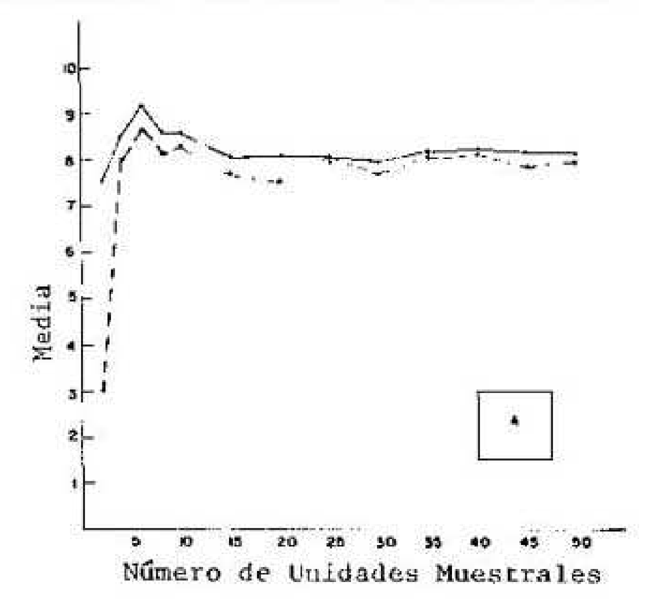


Fig. 7. Gráfico de la media de la variable considerada en función del número de unidades muestrales. Estimaciones hechas para las poblaciones aleatoria (línea llena) y agregada (línea punteada) de la figura 1. A = tamaño de la unidad muestral.

En una comunidad vegetal hay muchas categorías vegetales (especies, formas de vida, caracteres estructurales, etc.) y con frecuencia la abundancia relativa varía considerablemente y el tamaño adecuado de muestra para obtener una oscilación mínima de la media será distinto para cada categoría. Las categorías más comunes requieren menor número de unidades muestrales que las categorías más raras. Es frecuente o bien adoptar el tamaño exigido por las categorías más raras, o bien incrementar el número de unidades muestrales para evaluar la abundancia de las categorías más raras.

TAMAÑO DE LAS UNIDADES MUESTRALES

Las unidades muestrales deben satisfacer tres requisitos importantes: a) deben distinguirse claramente; b) las reglas de exclusión e inclusión del material vegetal a medir deben establecerse de antemano y

ser respetadas durante la obtención de los datos, y c) una vez seleccionados la forma y el tamaño, deben mantenerse tan uniformes como sea posible a lo largo del trabajo. Los problemas de tamaño y forma de la unidad muestral se evitan con modelos basados en unidades sin límites o puntuales ("plotless"), que se examinarán más adelante.

Si el patrón espacial de los individuos es aleatorio, puede usarse cualquier tamaño de unidad muestral sin que se altere la exactitud de la estimación; su selección depende de consideraciones prácticas: si los individuos a contar son pequeños o muy abundantes es preferible utilizar unidades pequeñas, si los individuos son grandes o muy espaciados las unidades grandes resultan más adecuadas. No conviene utilizar unidades demasiado pequeñas porque entonces se destacan los errores de borde, esto es los errores debidos a la exclusión o inclusión de individuos que se encuentran en los bordes de la unidad muestral.

En la mayoría de las situaciones los individuos están agrupados y por eso el tamaño de la unidad afecta la exactitud de la estimación. En relación con el patrón, ya hemos señalado el efecto del tamaño de la unidad muestral sobre la varianza relativa. Identificar el tipo de patrón y la escala del mismo es complicado y no es práctico hacerlo cada vez que se realiza un estudio. En la mayoría de los casos, basta seleccionar unidades muestrales lo más pequeñas posible a base de consideraciones prácticas.

El método más flexible, y por ello el más usado para seleccionar el tamaño de la unidad muestral, consiste en determinar el área mínima de cada comunidad a muestrear. Aunque la determinación es subjetiva, resulta suficientemente adecuada para los estudios de zonas extensas.

Es conveniente, y a veces necesario, adecuar el tamaño de la unidad muestral al de los individuos que se cuentan o miden. En la mayoría de los estudios en que se usan enfoques estadísticos, se seleccionan tamaños mayores para árboles, tamaños medianos para arbustos y árboles pequeños y tamaños pequeños para las herbáceas. En este caso, se elige algún modelo de disposición de las unidades que sea práctico. Por ejemplo, si el patrón de muestreo es aleatorio, en cada punto ubicado al azar se colocan las unidades muestrales en forma concéntrica.[67] En los modelos sistemáticos es más práctico ubicar las unidades en los ángulos del retículo.[29]

En estudios en que se estiman variables distintas, también se pueden utilizar tamaños distintos adecuados a las características de cada una de ellas, en particular al tipo de distribución estadística.

FORMA DE LAS UNIDADES MUESTRALES

Tradicionalmente se han utilizado cuadrados. Ha resultado a veces que con unidades rectangulares o circulares se pueden obtener datos con varianzas menores que con unidades cuadradas. Sin embargo, esto se relaciona con el patrón de las especies y con la forma de los manchones. Por otro lado, es difícil obtener unidades circulares a menos que se trate de unidades muestrales preformadas, pequeñas y transportables. La consideración más importante a tener en cuenta es el efecto de borde. Por ello, es más conveniente seleccionar formas con menor relación perímetro/superficie. Con rectángulos largos y delgados o cuadrados muy pequeños el error de borde es considerable. Las unidades rectangulares tienen una ventaja: es más fácil evaluar las variables caminando en línea recta sin necesidad de desplazarse hacia los lados, e incluso es posible tomar las medidas desde afuera de la unidad, lo cual es importante cuando hay que mantener las condiciones intactas dentro de la unidad para efectuar mediciones posteriores.

La transecta merece una especial consideración. Consiste en una porción alargada de vegetación, que puede servir de criterio de selección de la zona a estudiar, como muestra o como unidad muestral, según el tratamiento posterior de los datos. En algunos estudios de regiones amplias, se utiliza una transecta de ellas como zona de estudio, ya que sería demasiado costoso muestrear toda la región. Las muestras se ubican sistemática o preferencialmente sobre la transecta. Cuando se observa un gradiente ambiental marcado y éste aparece reflejado en una variación gradual notable de la vegetación, puede utilizarse la transecta para graficar la variación de las variables estimadas. En este caso, se ubican unidades muestrales a intervalos regulares a lo largo de la transecta y se mide la variable deseada en cada una de dichas unidades. La variación puede representarse en un gráfico de barras, indicando el valor de la variable en las ordenadas y la posición sobre la transecta en las abscisas.[80] Este modelo equivale a un muestreo sistemático, en el cual en vez de utilizar un retículo para la disposición de las muestras se emplea una línea. Desde el punto de vista estadístico, una transecta de este tipo corresponde a una única observación y, por ello, no se pueden hacer interpretaciones objetivas a partir de estos datos; sirve únicamente para el propósito antes señalado. Para obtener estimaciones de desviaciones estándar, es necesario tomar muchas transectas.

Cuando se sospecha que existe un gradiente ambiental, pero éste no se evidencia a simple vista en la vegetación, se puede localizar una transecta y colocar, a intervalos regulares, muestras consistentes en una serie de unidades muestrales ubicadas al azar en cada sitio de muestra. Así se obtiene la estimación de la media de la variable considerada en cada punto de la transecta y es posible comparar objetivamente cada media con la vecina para saber si a determinado nivel de significación, la diferencia entre las medias es significativa o no.

La transecta como unidad muestral se utiliza para medir algunas variables, como cobertura, área basal o diámetro de la copa. En este caso, la unidad muestral adopta la forma de una línea sobre la cual se miden longitudes de intercepción con el material vegetal. Cuando se utiliza este tipo de unidad, se colocan muchas repeticiones paralelamente partiendo de puntos ubicados al azar sobre una transecta base. De este modo, se obtiene una estimación de la media y la desviación estándar. La precisión es mayor si se miden muchas transectas cortas que si se miden pocas largas, pero la unidad debe ser lo suficientemente larga para incluir las fases del patrón de las especies.

La transecta como unidad muestral es un caso particular de unidad sin límites, que evita los problemas de selección de la forma y el tamaño de la unidad bidimensional. Otro tipo de unidad muestral que tiene esta propiedad es el punto, el cual se utiliza en general de dos maneras: para estimar directamente el promedio de alguna variable (como cobertura, índice de área foliar, comportamiento o rendimiento), o para localizar unidades muestrales, a partir de las cuales se hacen mediciones de distancia. El primer caso, que se basa en la cantidad de veces que se contactan partes vegetales con puntos muestrales, será analizado en el capítulo siguiente, al tratar las variables y las técnicas de medición.

El segundo caso se presenta cuando las mediciones se efectúan en organismos individuales y las variables que se estiman se refieren a individuos; por ejemplo, si se quiere conocer el número de inflorescencias producido por determinada especie en una localidad, o el área basal de determinada especie, o la edad de los árboles, o la altura de cierta categoría de individuos, etc. Para obtener una muestra aleato-

ria es necesario localizar y numerar todas las unidades poblacionales (todos los individuos) y, luego, seleccionar las unidades (individuos) que van a ser incluidas en la muestra a partir de la tabla de números al azar o recurriendo a cualquier otro procedimiento. Cuando la zona de estudio es pequeña y los individuos son grandes, o en un cuadrado de unos pocos metros de pastizal, es posible cartografiar los individuos, pero en la mayoría de los casos las comunidades que se estudian son grandes y complejas y no es práctico cartografiar los individuos. Es más sencillo y rápido situar puntos al azar en toda la zona y hacer las mediciones en los individuos más cercanos a los puntos seleccionados.

A partir del supuesto de que el patrón espacial de los árboles de un bosque (sin consideración de las especies) se desvía al azar de la condición teórica en la cual todos los individuos están equidistantes entre sí; Cottam y Curtis[30] idearon un método aplicado originalmente a estudios forestales con el cual no sólo se ubican las unidades muestrales puntuales al azar, sino que también se estima el espaciamiento entre los árboles efectuando mediciones de distancias. Ellos supusieron que si todos los árboles tienen el mismo tamaño y se encuentran equidistantes entre sí, su proyección sobre el suelo forma una figura geométrica, como la que se ilustra en la figura 8. Es decir, alrededor de cada árbol se ubican otros seis en los vértices de un hexágono regular. En este modelo, el radio del espacio ocupado por cada árbol es igual a la mitad de la distancia entre dicho árbol y su vecino más cercano. Con este método se procura determinar una distancia promedio entre los árboles midiendo la distancia entre pares de árboles seleccionados al azar. En la realidad los árboles no exhiben un patrón tan regular, y al medir las distancias entre cada árbol seleccionado al azar y su vecino más cercano se distorsionan los datos porque se eliminan las distancias mayores entre los árboles y no se obtiene un promedio de la distancia sino un promedio de las distancias menores. Se dispone de técnicas de selección de las distancias a medir que evitan este error.[30-33] Los cuatro modelos ideados (Fig. 9) comienzan con la selección y ubicación de n puntos al azar: a) *individuo más cercano*; b) *vecino más cercano*; c) *pares al azar con ángulo de exclusión de 180°*; y d) *cuadrantes centrados*.

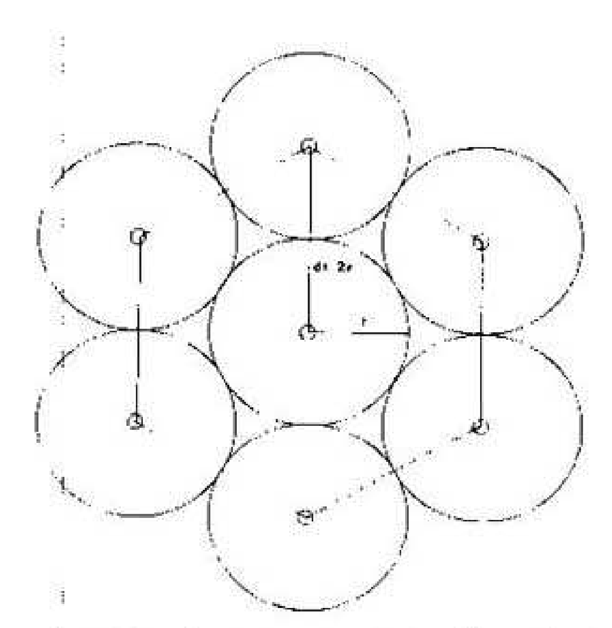


Fig. 8. Modelo de patrón regular de los árboles en un bosque. r = radio de la circunferencia ocupada por el árbol; d = 2r = distancia entre dos árboles vecinos. Explicación en el texto.

En el primer caso, se miden las distancias entre cada punto y el individuo más cercano a él. Se obtienen tantas distancias como puntos al azar y se registra igual número de individuos. En el segundo caso, se escoge el árbol más cercano al punto y se mide la distancia entre

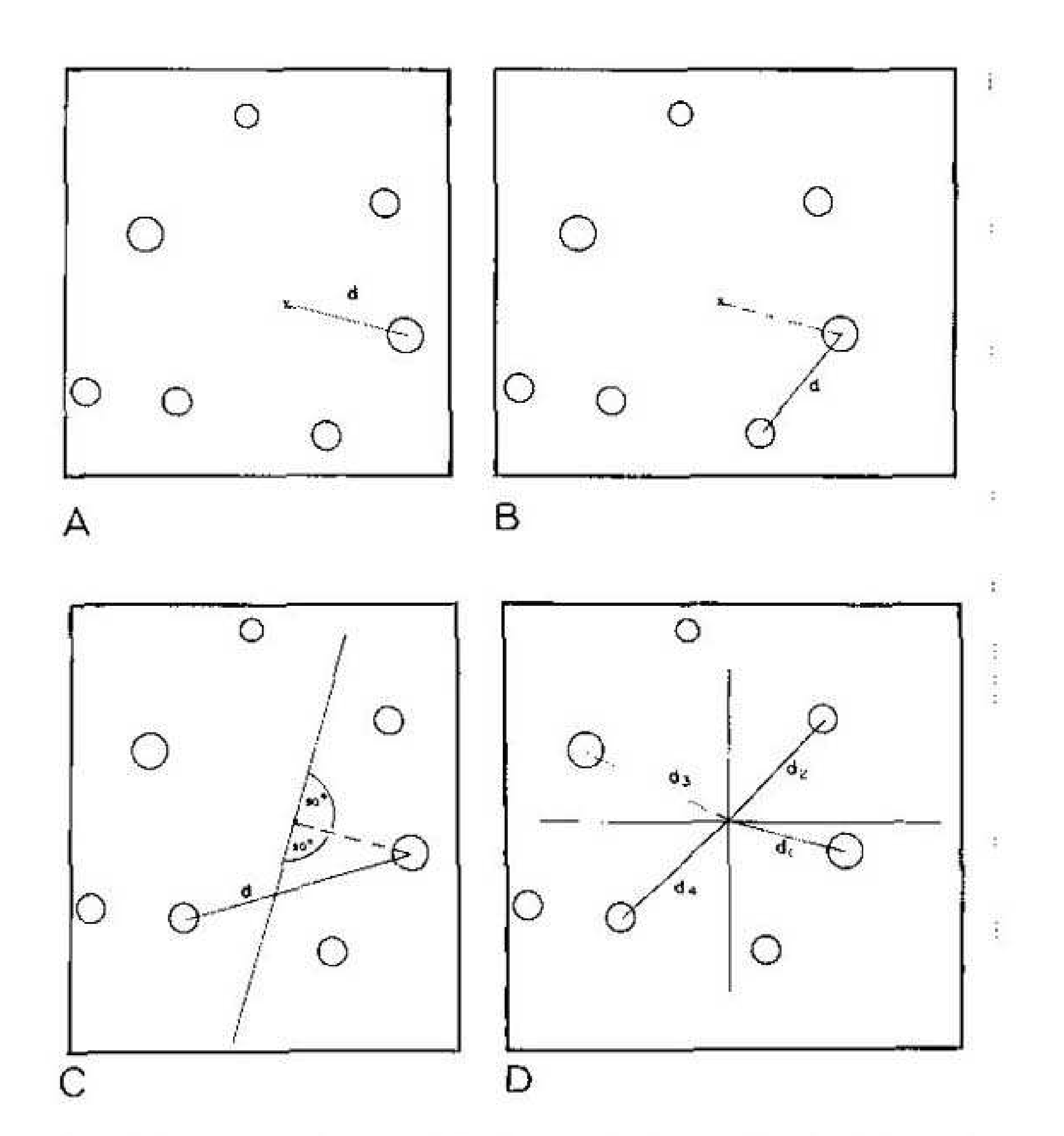


Fig. 9. Modelos para la medición de distancias. A. individuo más cercano; B. vecino más cercano; C. pares al azar con ángulo de exclusión de 180°; D. cuadrantes centrados (x: punto ubicado al azar; d: distancia; ○ árbol).

dicho árbol y su vecino más cercano. Se obtienen tantas distancias como puntos y se registran dos veces más árboles. En el modelo de pares al azar con ángulo de exclusión de 180°, se traza una línea imaginaria entre el punto y el individuo más próximo a él y luego se traza una perpendicular a esta línea que pase por el punto; se escoge el individuo más próximo al punto y se mide la distancia entre dicho árbol y su vecino más cercano, ubicado al otro lado de la perpendicular. Como en el caso anterior, se obtiene igual número de distancias que de puntos y se registran el doble de árboles que de puntos. En la cuarta alternativa, con cada punto como centro, se traza un par de coordenadas ortogonales; se mide la distancia entre el punto y los cuatro árboles más cercanos ubicados en cada uno de los cuadrantes. Por cada punto se obtienen cuatro distancias que se promedian y se registran cuatro árboles.

Esta técnica tiene la ventaja, con respecto a las unidades muestrales bidimensionales, que es más rápida, requiere menos equipo y menos trabajadores, y es más flexible puesto que no es necesario ajustar el tamaño de la unidad muestral a las condiciones particulares de la vegetación. En un estudio comparativo realizado por Cottam y Curtis[32]

se observó que las dos primeras alternativas requieren una muestra mayor para lograr un nivel dado de precisión, y sobreestiman o subestiman, respectivamente, los vecinos más próximos. Las otras dos alternativas permiten obtener resultados menos variables y son más costosas en tiempo, lo cual se compensa porque con una muestra de menor tamaño se obtiene el mismo nivel de precisión. Sin embargo, esta técnica parte del supuesto de un patrón aleatorio de los árboles y se observa desviación cuando los árboles se hallan agregados, especialmente en los cálculos de densidad, frecuencia y área basal a partir de las mediciones de distancia. En algunas situaciones, esta desviación se puede minimizar subdividiendo la zona en porciones más uniformes en relación con el patrón y tomando los datos en cada estrato por separado. La técnica está adaptada al muestreo de bosques en terrenos planos, pero no resulta eficaz en otros tipos de vegetación, ni tampoco en terrenos montañosos. En el capítulo 3 volveremos sobre este problema al tratar de la densidad y la frecuencia.

Hasta ahora se han examinado las técnicas y métodos empleados con más frecuencia para obtener las muestras, así como algunos de los problemas relacionados con esta etapa de un estudio de la vegetación. En el próximo capítulo se analizarán los atributos y variables más comúnmente muestreados con los métodos indicados en el presente capítulo.